Ergebnisse des IBP-Projekts „Hoher Nebelkogel 3184 m"

Von W. MOSER, W. BRZOSKA, K. ZACHHUBER und W. LARCHER

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 19. Jänner 1978
durch das K. M. WALTER LARCHER)

1. Forschungsprogramm, Untersuchungsgebiet und Meßplätze

Die Untersuchungen an Pflanzen der Nivalstufe im Rahmen des Tundra-Biome-Projekts im Internationalen Biologischen Programm erfolgten in den Jahren 1966–1971 im Bereich der Stubaier und Ötztaler Alpen. Für die Dauerregistrierung von Mikroklima und CO_2-Gaswechsel hochalpiner Pflanzen wurde im Sommer 1966 von W. MOSER auf dem Hohen Nebelkogel ein Forschungsstützpunkt des Instituts für Allgemeine Botanik errichtet; nach Abschluß der Intensivmessungen im Rahmen des IBP-Programms wurde diese Station im Jahre 1971 der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl der Universität Innsbruck übertragen. Die Bestimmungen des Biomassevorrats und der Trockensubstanzproduktion, des Speicherverhaltens und des Energiegehaltes hochalpiner Pflanzen sowie laufende Beobachtungen des phänologischen Zustandes und der Entwicklungsrhythmik von Blütenpflanzen wurde im Bereich dieser Station und außerdem auf den Bergen des inneren Ötztales im Raum Obergurgl (Timmelsjoch, Hohe Mut) durchgeführt. Dem IBP-Projekt „Hoher Nebelkogel" waren in den Jahren 1963 und 1964 Laboratoriumsuntersuchungen der Photosynthese, der Atmung und der Temperaturresistenz von *Ranunculus glacialis, Geum reptans* und *Oxyria digyna* (MOSER 1965) sowie phänologische Beobachtungen und standortkundliche Messungen auf dem Schrankogel (3100 m MH; WINKLER und MOSER 1967) vorausgegangen.

Der *Hohe Nebelkogel* ist ein 3211 m MH hoher Gipfel an der Südwestecke der Stubaier Alpen im Gemeindegebiet von Sölden im Ötztal. Die Südkante des Hohen Nebelkogels fällt steil zum Windachtal ab, im Norden reicht ein Firnfeld bis knapp an den flach verlaufenden Ostgrat heran. Am Rande dieses Firnfeldes liegt etwa 300 m nördlich des Hohen Nebelkogels die Hochstubaihütte (3175 m MH).

Im Bereich des Ostgrates befindet sich in 3184 m Höhe das etwa 0,5 ha große *Versuchsgelände* (Abb. 1). Das gesamte Gebiet ist bedeckt mit Glimmerschieferplatten. Feinerde sammelt sich nur stellenweise an, die Bodenbildung erreicht maximale Tiefen von 15 cm am Grat.

Für die Untersuchungen wurden 3 charakteristische Areale ausgewählt:

Flaches Gratstück

Bewuchs stark mit dem Kleinrelief wechselnd; 7 Phanerogamenarten und mehrere Kryptogamenarten kommen vor. Der mittlere Teil dieses Gratstückes ist dem Wind besonders ausgesetzt und deshalb auch im Winter meist schneefrei.

Nordhang

Mäßig steil nach NNW geneigter, windexponierter Hang mit geringer Bodenentwicklung. Dürftiger Bewuchs durch Kryptogamen und vereinzelte Phanerogamen.

Südhang

Nach SSE geneigter Steilhang mit fast senkrecht abfallenden Felsflächen, die von Kryptogamen bewachsen sind, und rasenbedeckten flachen Stufen, auf denen 11 Phanerogamenarten vorkommen. Der westliche Teil des Südhanges ist von einer Schneewächte bedeckt, die nicht jeden Sommer abschmilzt.

Am östlichen Ende des flachen Gratstückes wurde für die Unterbringung von Dauerregistriergeräten und als Unterkunft eine Meßbaracke von 9 m² Grundfläche errichtet. Die Baracke ist mit Drahtseilen verankert und durch eine mehrfach geerdete Blitzschutzeinrichtung gesichert, sie ist mit einem Gasofen beheizbar und wird durch transportable Stromerzeuger und durch Akkumulatoren mit Energie versorgt. Die Akkumulatoren werden durch ein Wind-Stromaggregat (Elektro GmbH Kern und Schaufelberger, Winterthur) mit einer Leistung von maximal 1000 W aufgeladen. Im Stationsbereich wurden im Zeitraum 1967 bis 1971 auf 12 Meßstellen die Globalstrahlung, die Reflexstrahlung, die Beleuchtungsstärke, Luft-, Blatt- und Bodentemperaturen gemessen und über einen Integrator photographisch registriert (Datenerfassungsanlage nach G. Cernusca; Cernusca und Moser 1969). Im Zusammenhang mit gaswechselanalytischen Messungen an Pflanzen wurden außerdem während der Produktionszeit Globalstrahlung, Beleuchtungsstärke und Temperatur in Bewuchshöhe

fortlaufend gemessen und über Mehrfachschreiber registriert. Zusätzlich wurde die Lufttemperatur in Bodennähe durch Thermohygrographen und mehrere Maximum-Minimum-Thermometer gemessen, der Niederschlag durch 2 Totalisatoren erfaßt, die Schneetiefe und die Schneedichte fallweise ermittelt und während der Vegetationszeit das Evaporationsvermögen der Luft mit Piche-Atmometern und die Windgeschwindigkeit auf dem Grat mit 2 Schalenanemometern gemessen. Eine Übersicht über die Meßfühlerverteilung im Gelände gibt Abb. 2, genauere Angaben über die Meßeinrichtung sind bei MOSER (1971 a) zu finden.

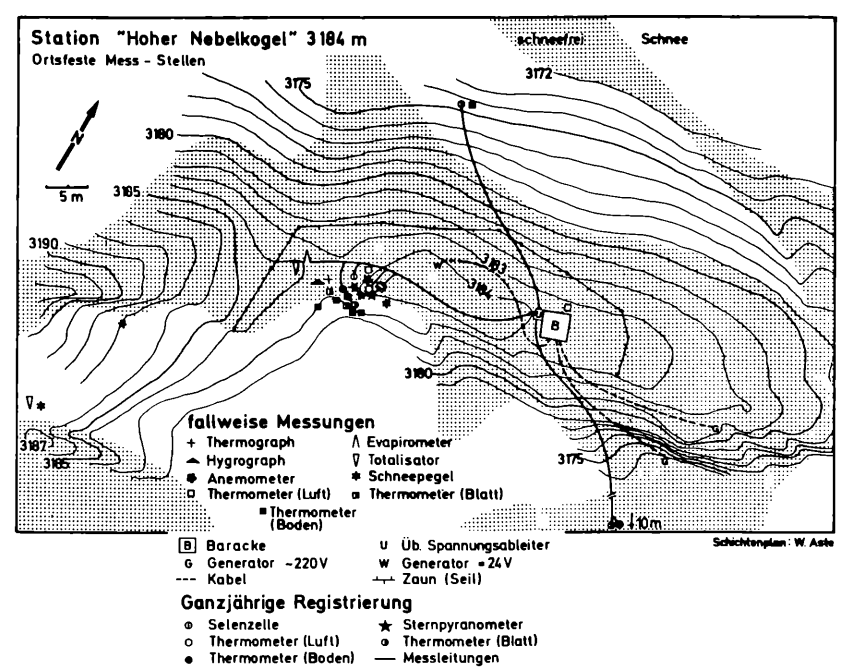


Abb. 2: *Anordnung der ortsfest installierten Meßgeräte und der sonstigen Einrichtungen des Forschungsstützpunktes „Hoher Nebelkogel“* Die dargestellte Schneelage entspricht den Verhältnissen Anfang Juli 1968. Höhenschichtenplan: W. ASTE.

2. Material und Methoden

2.1. CO_2-Gaswechsel

Der CO_2-Gaswechsel von *Ranunculus glacialis* L., *Cerastium uniflorum* Clairv., *Saxifraga bryoides* L., *Saxifraga moschata* Wulf.

und *Tanacetum alpinum* (L.) C. H. Schultz wurde durch Dauerregistrierung erfaßt, außerdem wurden *Primula glutinosa* Wulf. und *Festuca halleri* All. fallweise untersucht (Moser 1970 a, b; 1971 b; 1973; 1975). Die CO_2-Gaswechsel-Analyse erfolgte mit einem Infrarotgasanalysator (URAS-1, Hartmann und Braun, Frankfurt), die Meßwertregistrierung über einen Sechsfarbenschreiber und einen Lochstreifenstanzer. Die Versuchspflanzen wurden in dünne Plastiksäcke oder dünnwandige Plexiglaskassetten eingeschlossen, die Meßluft wurde mit Saugpumpen (Reziprotorpumpe, Edwards, Kopenhagen) dem Infrarotgasanalysator zugeleitet. Während der Sommermonate 1969 war ein vollklimatisierter Pflanzenrezipient (Sirigor-Anlage, Siemens, Erlangen) eingesetzt.

2.2. Trockensubstanzproduktion

Auf abgegrenzten Arealen wurde in den Jahren 1967 und 1968 der Deckungsgrad, der Biomassevorrat (Trockensubstanz) und die Assimilationsflächenausbildung (Summe der Blattflächen pro pflanzenbedeckter Grundfläche) von *Androsace alpina* (L.) Lam., *Cerastium uniflorum* Clairv., *Minuartia sedoides* (L.) Hiern., *Primula glutinosa* Wulf., *Ranunculus glacialis* L., *Saxifraga bryoides* L., *Silene exscapa* All. und *Tanacetum alpinum* (L.) C. H. Schultz zu mehreren Terminen bestimmt und der Zuwachs (Nettoassimilationsrate) sowie die Trockensubstanzproduktion berechnet. Einzelheiten über die Entnahme, Verarbeitung und Auswertung der Proben sind den Publikationen von Brzoska (1969, 1973 a, b) zu entnehmen.

2.3. Speicherverhalten

Die Speicherung von Stärke und Fett in den oberirdischen und unterirdischen Teilen von *Ranunculus glacialis* L., *Primula glutinosa* Wulf., *Primula hirsuta* All., *Primula minima* L. und zwei weiteren Primelarten aus tieferen Lagen sowie von *Saxifraga aizoides* L., *Saxifraga bryoides* L., *Saxifraga oppositifolia* L. und zwei weiteren Saxifraga-Arten mit geringerer Höhenverbreitung wurde von K. Zachhuber histochemisch mit JKJ, OsO_4 und Sudan III nachgewiesen.

Aufgrund mengenmäßiger Abschätzung wurde der Trend der jahreszeitlichen und der organspezifischen Verteilung dieser Reservestoffe verfolgt.

2.4. Energiegehalt der Phytomasse

Der Energiegehalt von Blättern, reproduktiven Organen und unterirdischen Teilen der unter 2.2. und 2.3. genannten Phanerogamenarten sowie der Flechten *Umbilicaria cylindrica* (L.) Delise und *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. wurde mit einem adiabatischen Calorimeter (Janke und Kunkel, Staufen) bestimmt. Angaben über Probengrößen, Probenzahl und statistische Bearbeitung der Meßwerte sind in den Publikationen von BRZOSKA (1969, 1971), ZACHHUBER (1975) und ZACHHUBER und LARCHER (1978) enthalten.

3. Das Klima im Lebensraum der Pflanzen

3.1. Strahlung

Abbildung 3 gibt einen Überblick über die Häufigkeitsverteilung der in der Vegetationsperiode 1969 registrierten Globalbeleuchtungsstärken im Bereich der Blätter der Versuchspflanzen auf dem Hohen Nebelkogel: Fast 40 % der rund 4600 Meßwerte liegen im Schwachlicht-

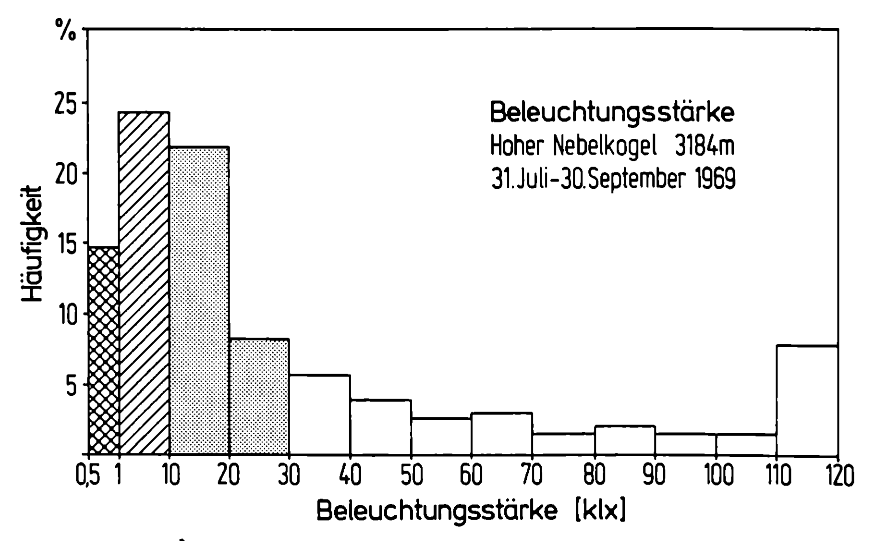


Abb. 3: *Häufigkeitsverteilung der Beleuchtungsstärken* während der Vegetationsperiode 1969 auf dem Hohen Nebelkogel im Sproßbereich der Blütenpflanzen. Nach MOSER (1971 b).

bereich unter 10 klx, rund 30 % zwischen 10 klx und 30 klx (Lichtsättigungshalbwert der Nettophotosynthese von *Ranunculus glacialis*) und rund 15 % im Starklichtbereich über 70 klx (Lichtsättigungsbereich der Photosynthese von Nivalpflanzen; MOSER 1965, 1973). Die höchste gemessene Beleuchtungsstärke betrug 145 klx (2,3 cal. cm^{-2}, min^{-1}) am 5. Juli 1968 und am 6. August 1969 bei leicht bewölktem Wetter.

Intensive Strahlung ist am Pflanzenstandort in der Nivalstufe weniger häufig als aufgrund der großen Meereshöhe zu erwarten wäre; der Strahlungsgenuß der Pflanzen wird durch reliefbedingte Beschattung, durch Nebel und vor allem durch Schneebedeckung vermindert.

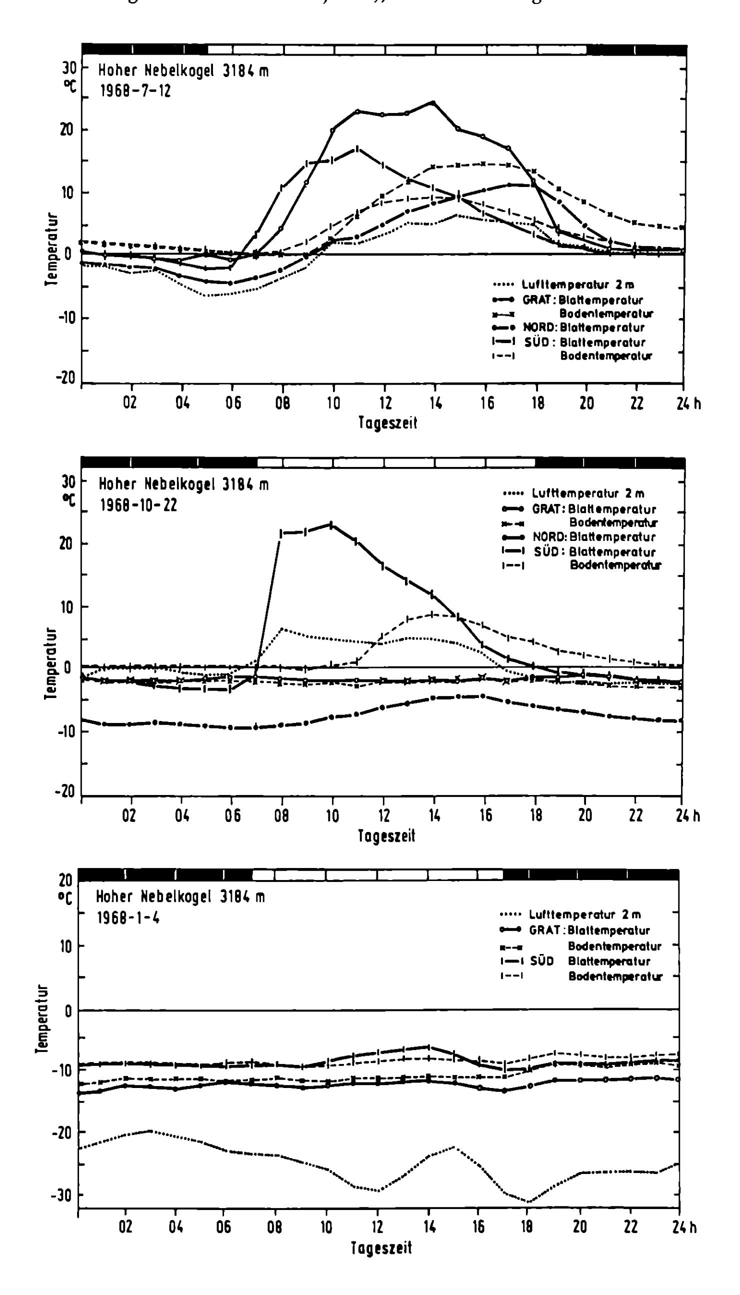
3.2. Temperatur

Lufttemperatur und Temperatur im Sproßraum der Phanerogamen

Die Lufttemperatur in 2 m Höhe über dem Boden betrug 1968 im Mittel über die Vegetationsperiode Juni bis August –0,1°C, das mittlere Minimum –3,4°C, das mittlere Maximum +4,0°C (siehe Tab. 4). Bei starker Bewölkung gleicht sich die Pflanzentemperatur weitgehend der Lufttemperatur an. Bei Schönwetter zeigen die Tagesverläufe der Blatt- und der Bodenoberflächentemperatur wesentlich größere Amplituden als die Lufttemperatur, und zwischen den verschiedenen Meßplätzen treten beträchtliche Unterschiede auf (Tab. 3 und 4, Abb. 4 und 5 als Auswahl aus 600 Registrierungen während der Vegetationsperiode 1968). In allen 3 Monaten der Vegetationsperiode 1968 gerieten die Pflanzen an der Nordseite des Hohen Nebelkogels in den Temperaturbereich unter –6°C (Gefrierbeginn der Blätter vieler Hochgebirgspflanzen im Sommer; vgl. KAINMÜLLER 1975, LARCHER und WAGNER 1976), am Grat gab es dagegen nur im Juni eine derartige Situation, an der Südseite sank die Temperatur nicht unter –3,9°C. Als tiefste Blattemperatur während der 4 Vegetationsperioden 1968 bis 1972 wurde am 9. Juli 1969 an Blättern von *Ranunculus glacialis* –12°C gemessen; als abso-

---

Abb. 4: *Tagesgang der Lufttemperatur, der Bodentemperatur in 10 cm Tiefe und der Blattemperatur von Phanerogamen* auf dem Gratstandort, dem Nordhang und dem Südabfall der Versuchsfläche auf dem Hohen Nebelkogel an Klartagen im Sommer, Herbst und Winter. Am Oberrand jeder Abbildung ist die Andauer der hellen Tagesstunden eingetragen. Die maximale Globalbestrahlungsstärke betrug am 12. Juli 1968 1,7 cal.cm^{-2}, min^{-1}, am 22. Oktober 0,9 cal.cm^{-2}, min^{-1} und am 4. Jänner 0,45 cal.cm^{-2}, min^{-1}. Im Oktober waren der Grat und der Nordhang bereits schneebedeckt, im Jänner war die Meßstelle am Grat schneefrei. Nach Registrierungen von W. MOSER.


Hoher Nebelkogel 3184 m
1968-7-12
Lufttemperatur 2 m
GRAT: Blattemperatur
Bodentemperatur
NORD: Blattemperatur
SÜD: Blattemperatur
Bodentemperatur
Temperatur
°C
Tageszeit
Hoher Nebelkogel 3184 m
1968-10-22
Lufttemperatur 2 m
GRAT: Blattemperatur
Bodentemperatur
NORD: Blattemperatur
SÜD: Blattemperatur
Bodentemperatur
Temperatur
Tageszeit
Hoher Nebelkogel 3184 m
1968-1-4
Lufttemperatur 2 m
GRAT: Blattemperatur
Bodentemperatur
SÜD Blattemperatur
Bodentemperatur
Temperatur
Tageszeit

lutes Temperaturmaximum der Blattemperatur wurde 44°C am 26. Juni 1970 auf dem Gratstandort gemessen.

Die 3 Standorte Grat, Nordhang und steiler Südhang unterscheiden sich thermisch sehr erheblich (Tab. 1, 2 und 3; Abb. 4 und 5). Im folgenden seien die Temperaturverhältnisse auf den 3 Standorten am Beispiel des Jahres 1968 charakterisiert:

Grat: Ab Mitte Juni 1968 war der Schnee am Grat abgeschmolzen, die Blätter konnten sich untertags bis gegen 15°C erwärmen. Die Nachttemperaturen lagen in dieser Zeit häufig noch unter –5°C. Im Juli herrschten während des Tages Temperaturen zwischen 0° und 15°C vor, gelegentlich erwärmten sich die Blätter auch über 30°C. Während der Nachtstunden trat in der ersten Julihälfte nur mehr selten Frost auf. Im August herrschten Frostwechseltage vor, es gab jedoch noch keinen Eistag.

Nordhang: Trotz der durch die vorherrschenden Nordwestwinde dünnen Winterschneedecke wurde die Meßstelle erst Anfang Juli schneefrei. Die Blattemperaturen blieben aufgrund des geringen Strahlungsangebotes und infolge der häufigen abkühlenden Winde zu Beginn der

Tabelle 1: Häufigkeitsverteilung der Temperaturen im Sproß- und Wurzelbereich (10 cm Bodentiefe) von *Ranunculus glacialis* in der Vegetationsperiode 1968 auf thermisch verschiedenen Standorten des Versuchsgeländes. Nach Moser (1975).

Standort	Temperaturklassen				
	–5°C	–5° bis 0°C	0° bis 15°C	15° bis 30°C	30°C
Grat:					
Blattemperatur	1,2 %	30,4 %	63,9 %	3,5 %	0,5 %
Bodentemperatur	0 %	57,9 %	40,3 %	1,7 %	0 %
Nordhang:					
Blattemperatur	3,1 %	57,9 %	38,5 %	0,5 %	0 %
Südhang:					
Blattemperatur	0 %	35,4 %	61,5 %	2,9 %	0 %
Bodentemperatur	0 %	36,6 %	63,4 %	0 %	0 %

Tabelle 2: Extremwerte der Blattemperatur (°C) von *Ranunculus glacialis* auf den drei verschiedenen Meßstandorten während der Vegetationsperiode 1968. Nach Moser (1975).

Standort	Juni		Juli		August	
Grat	*– 8,8*	17,7	*– 3,2*	**42,1**	*– 5,1*	19,8
Nordhang	*– 6,6*	14,3	*– 6,5*	19,4	*– 8,6*	11,3
Südhang	*– 3,1*	21,1	*– 3,9*	22,9	*– 3,8*	21,0

Tabelle 3: Monatsmittel der Blattemperaturen (°C) von *Ranunculus glacialis* auf den drei verschiedenen Meßstandorten im Jahr 1968. Nach MOSER (1975).

	Gratstandort						Nordhang						Südhang					
Monat	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Meßtage	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Meßtage	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Meßtage
Jänner	–6,7	–12,8	–8,9	*100*	*0*	12	–4,9	–13,8	–9,6	*83,3*	*16,7*	12	3,2	–9,1	–3,2	*45,5*	*45,5*	11
Februar	–9,2	–11,2	–10,3	*100*	*0*	10	–18,7		–7,9	*100*	*0*	7	4,6	–11,3	–5,4	*44,4*	*55,6*	9
März	–10,8	–13,6	–12,3	*100*	*0*	5						0	12,6	–12,7	–4,1	*0*	*100*	4
April	–2,7	–7,5	–5	*67,9*	*28,6*	28	–1,1	–8,6	–5	*67,9*	*28,6*	28	11,7	–7,4	–0,2	*10*	*90*	30
Mai	–1,5	–6,7	–4	*78,6*	*21,4*	28	–2,3	–5,4	–3,9	*85,7*	*14,3*	28	9,2	–5,7	0,1	*0*	*100*	26
Juni	3,3	–4,8	–0,6	*0*	*96*	25	3	–2,6	–0,2	*20,8*	*79,2*	24	8,5	–1,7	1,8	*0*	*100*	25
Juli	11,7	–0,6	4,4	*0*	*54,2*	24	5,6	–3,0	1,2	*33,3*	*58,3*	24	11,7	–1,3	3,8	*0*	*82,6*	23
August	8,4	–2,1	1,8	*0*	*86,2*	29	3,2	–3,3	0	*21,4*	*75*	28	9,9	–1,1	2,8	*0*	*39,7*	29
September	9,7	–3,8	0,8	*0*	*100*	14	1,2	–3,6	–0,9	*14,3*	*85,7*	14	11,9	–1,9	2,8	*0*	*100*	12
Oktober	–0,2	–5,5	–3,1	*53,9*	*46,2*	13	–4,3	–9,0	–6,4	*84,6*	*15,4*	13		–5,7	2,9	*0*	*100*	13
November	–1,9	–7,3	–4,9	*72,7*	*27,3*	22	–5,6	–9,8	–7,9	*95,5*	*46*	22	9,4	–9,4	–3,4	*42,9*	*57,1*	21
Dezember	–6,3	–11,2	–8,6	*100*	*0*	3	–5,9	–20,8	–12,4	*66,7*	*33,3*	3	7,6	–14,4	–5,9	*33,3*	*66,7*	3

Tabelle 4: Monatsmittelwerte und mittlere Extremwerte der Lufttemperatur in 2 m Höhe, der Bodenoberflächentemperatur und der Temperatur in 10 cm Bodentiefe (°C) auf dem *Nebelkogelgrat* im Jahr 1968. Nach Moser (1975).

Monat	Lufttemperatur						Bodenoberflächentemperatur					Bodentemperatur					
	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Meßtage	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Mittleres Maximum	Mittleres Minimum	Monatsmittel	Eistage %	Frosttage %	Meßtage
Jänner	–12,2	–23,5	–17,6	*100*	*0*	12	–3,7	–9,4	**–5,8**	*91,7*	*8,3*	–3,6	–9,7	**–6,9**	*83,3*	*16,7*	12
Februar						0	–7,5	–8,7	**–8,1**	*100*	*0*	–10,9	–11,7	**–11,3**	*100*	*0*	10
März						0	–6,4	–8,9	**–8,1**	*100*	*0*	–11,8	–13,4	**–12,5**	*100*	*0*	5
April		–6,9	–1,2	*15,8*	*84,2*	19	–2,9	–5,5	**–4,3**	*73,3*	*23,3*	–4,9	–6,6	**–5,9**	*93,3*	*3,3*	30
Mai	1,7	–6,3	–2,8	*38,7*	*61,1*	18	–1,8	–4,7	**–3,6**	*89,3*	*10,7*	–3,2	–5,1	**–4,2**	*89,3*	*10,7*	28
Juni	4,5	–3,4	0	*20*	*72*	25	0,4	–1,2	**–0,6**	*60*	*40*	0,7	–1,6	**–0,6**	*36*	*64*	25
Juli	4,8	–3,5	0,2	*25*	*54,2*	24	10,2	–0,7	**3,4**	*0*	*58,3*	6,1	0,2	**2,8**	*8,3*	*45,8*	24
August	2,7	–3,3	–0,6	*17,2*	*82,3*	29	3,9	–0,7	**1,3**	*0*	*65,5*	3,1	–1,1	**0,7**	*13,8*	*75,9*	29
September	2,8	–5,0	–1,7	*28,6*	*71,4*	14	2,6	–0,6	**1**	*0*	*28,6*	3	–1,3	**0,6**	*0*	*100*	14
Oktober	3,3	–5,0	–1,7	*8,3*	*91,7*	12	1,1	–4,1	**–1,2**	*15,4*	*84,6*	–1,3	–5,4	**–3,1**	*84,6*	*15,4*	13
November	–1,5	–6,2	–4,2	*70*	*80*	10	–1,3	–6,0	**–3,2**	*77,3*	*22,7*	–3,8	–7,7	**–5,2**	*95,5*	*4,6*	22
Dezember	–5	–13,1	–10,3	*66,7*	*33,3*	3	–1,2	–9,4	**–6,3**	*66,7*	*33,3*	–4,2	–10,6	**–7,2**	*100*	*0*	3

Vegetationsperiode etwa eine Woche lang im Bereich des Nullpunktes. Mit Besserung der Gesamtwetterlage Mitte Juli stiegen die Temperaturen auch am Nordhang an: Die Blätter erwärmten sich untertags nicht selten bis 15°C. Während der Nachtstunden sank die Blatttemperatur regelmäßig unter den Gefrierpunkt, sie unterschritt in dieser Zeit jedoch nur einmal –5°C. Ein Frostwettereinbruch mit Schneefall in der zweiten Julihälfte setzte die Blattemperaturen für längere Zeit auf den Nullpunkt herab. Erst nach dem Abschmelzen der Schneedecke besserten sich die Temperaturverhältnisse, die 15°-Schwelle wurde aber nie mehr überschritten. Schon anfangs September fiel die Temperatur wieder auf Werte unter –5°C. Ende September wurden erstmals –10°C unterschritten; dies ist ein Temperaturbereich, der unter einer geschlossenen Schneedecke auf diesem Standort im Winter viele Wochen lang anhält.

Südhang: Schon im März stieg die Blattemperatur der Pflanzen auf dem Südhang gelegentlich über die Nullgradgrenze; es kam sogar zu Erwärmungen über 15°C während des Tages. In der Nacht sank die Temperatur regelmäßig unter –10°C. Von April bis Juni nahm die Zahl der thermisch günstigen Tagesstunden kontinuierlich zu. Temperaturen über 15°C wurden jedoch erst im Juli erreicht. Das Wärmeangebot im August und September war ähnlich jenem im Mai und Juni. Im Oktober wurden noch Blattemperaturen über 30°C gemessen. Die starke Erwärmung der Pflanzen auf der Südwand im Frühjahr und Herbst ist auf den zu dieser Zeit steilen Einfall der Sonnenstrahlung auf die nach SSE geneigte Steilfläche zurückzuführen. Auch im November und Dezember traten am Südhang um die Mittagszeit häufig positive Blatttemperaturen auf. Der mittlere Tagesverlauf der Blattemperatur überschreitet hier also während des ganzen Jahres das Nullgradniveau (siehe Abb. 5). Hingegen gab es während des ganzen Jahres nur wenige Nächte, in denen der Eispunkt nicht unterschritten wurde.

Bodentemperatur und Temperaturen im Wurzelraum der Phanerogamen

Die Wurzeln von *Ranunculus glacialis* reichen größtenteils in 10–15 cm Bodentiefe, *Cerastium uniflorum* besitzt eine bis 80 cm tief in Gesteinsspalten eindringende Pfahlwurzel und außerdem ein dichtes oberflächliches Wurzelgeflecht aus Seitenwurzeln und sproßbürtigen Wurzeln, *Saxifraga bryoides* bildet ebenfalls tiefgreifende Hauptwurzeln und oberflächlich streichende sproßbürtige Wurzeln aus (Zachhuber 1969), *Festuca halleri* durchwurzelt intensiv die oberflächliche Feinerdeschicht. Die Temperaturverhältnisse im Wurzelraum sind daher durch die Bodenoberflächentemperatur und die Temperatur in 10 cm Bodentiefe charakterisierbar. In der Tab. 4 sind Mittelwerte der Bodentemperaturen und außerdem die Lufttemperatur in 2 m Höhe

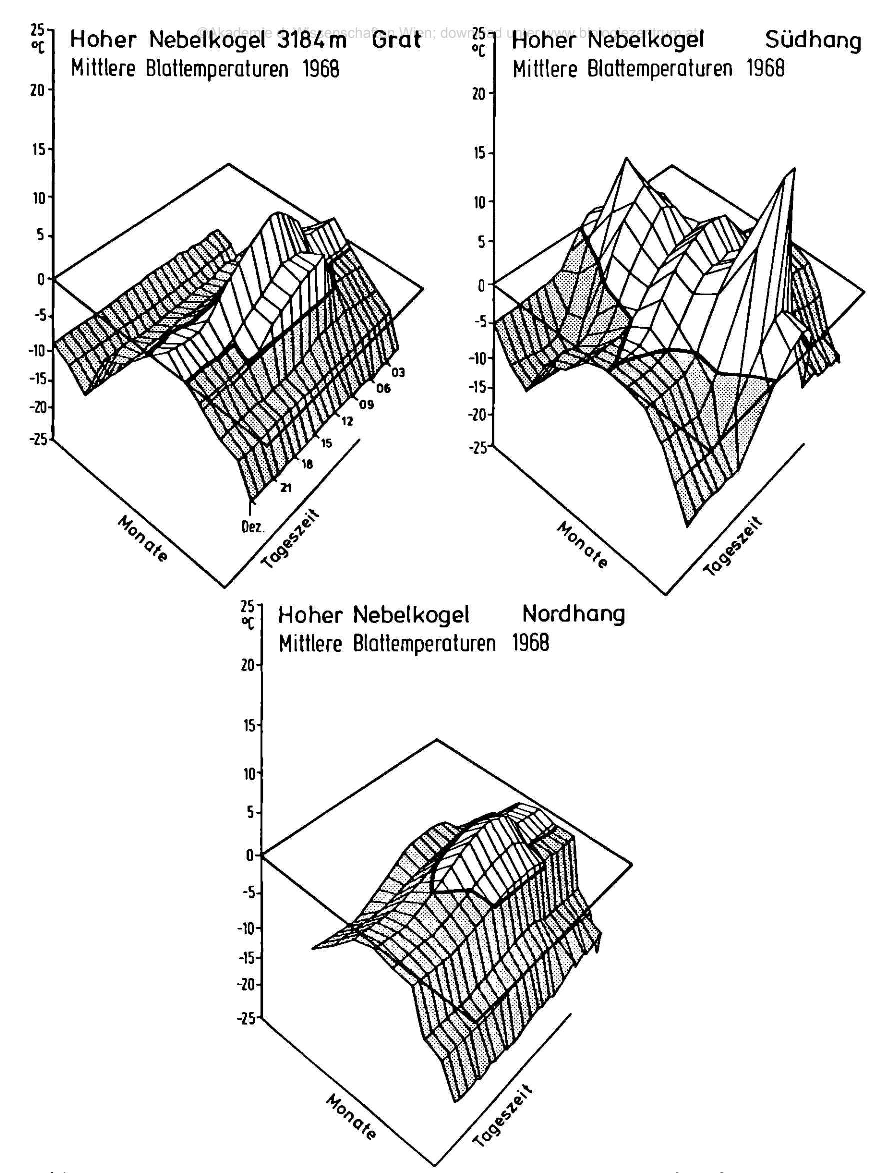


Abb. 5: *Mittlere Tagesverläufe der Blattemperaturen von Ranunculus glacialis* für die Monate des Jahres 1968 auf verschieden exponierten Standorten der Untersuchungsfläche „Hoher Nebelkogel" Auf dem Nordhang sind Temperaturen über 0°C nur in den Monaten Juli bis September zwischen 9 Uhr vormittags und Mitternacht aufgetreten. Auf dem Gratstandort übersteigt die mittlere Blattemperatur Ende Juni bis Oktober die Nullgrad-Schwelle. Nach MOSER (1975).

auf dem Gratstandort zusammengestellt, typische Tagesgänge der Bodentemperatur sind außerdem der Abb. 4 zu entnehmen.

Die *Bodenoberfläche* kann jederzeit im Jahr gefrieren. Während der Vegetationsperiode und im Herbst bis Oktober taut sie an Schönwettertagen auf dem Grat und besonders am Südhang aber bald nach Sonnenaufgang wieder auf (Tab. 4, Abb. 6 a, b). Die *Bodentemperatur in 10 cm Tiefe* lag 1968 am Grat ab Oktober und bis Mai ständig unter 0°C, im Februar und März sank sie unter –10°C. In diesem Jahr wurde die Nullgradgrenze Mitte Juni erreicht, aber erst nach erfolgter Schneeschmelze überschritten. Auch während der Vegetationszeit kann sich der Boden in 10 cm Tiefe gelegentlich stark auskühlen und von einer Sommerschneedecke mehrere Tage in diesem Zustand gehalten werden (z. B. vom 16. bis 22. Juli 1968 Bodentemperaturen am Grat zwischen –2°C und 0°C; Abb. 6).

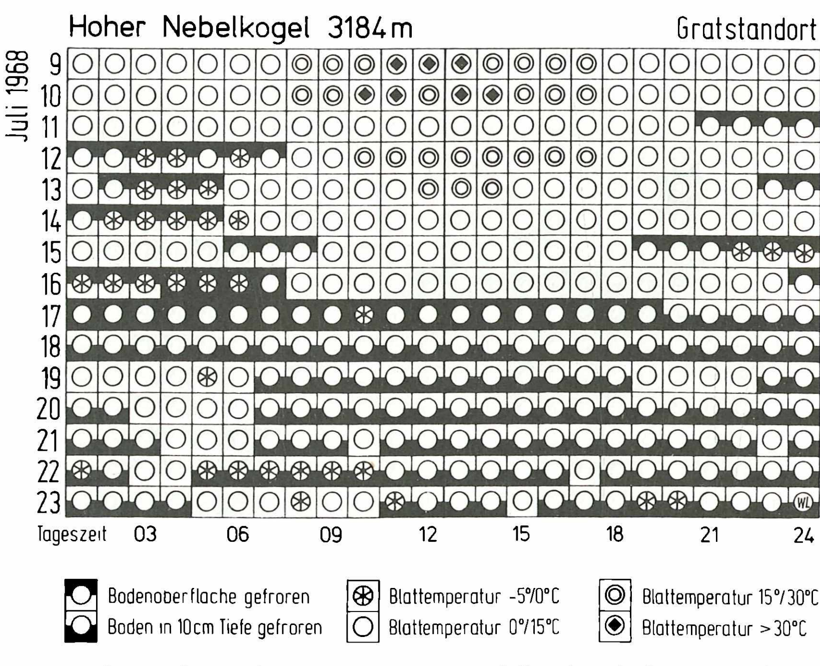


Abb. 6: *Blatt- und Wurzelraumtemperaturen am Nebelkogelgrat im Zeitraum 9. bis 23. Juli 1968.* Anfänglich herrschte Schönwetter, um die Mitte der Periode erfolgte ein Wettersturz mit Schneefällen. Der Abbildung ist zu entnehmen, wann der Boden oberflächlich, wann er nur in der Tiefe und wann er durchgehend gefroren war (Schwärzung bedeutet Temperatur unter 0°C). Die Sproßtemperatur fällt im Sommer am häufigsten in den Bereich zwischen 0° und 15°C. Nach Registrierungen von W. MOSER.

Im Sommer, am Südhang auch noch im Herbst bis Ende Oktober, ist der Boden nur selten durchgehend, d. h. sowohl oberflächlich als auch in der Tiefe gefroren. Die Pflanzen dürften daher in der Vegetationszeit meist in der Lage sein, ihren Wasserbedarf entweder aus tieferen Bodenschichten über Pfahlwurzeln oder an der Bodenoberfläche über sproßbürtige Fadenwurzeln zu decken. Trotzdem ist nicht auszuschließen, daß gelegentlich die zeitliche Verschiebung in der Erwärmung von Blättern, Bodenoberfläche und Bodentiefe zu einer Belastung des Wasserhaushalts führen könnte. So erreichten die oberirdischen Sprosse von *Ranunculus glacialis* an den Klartagen 16. und 26. August 1968 um etwa eine Stunde früher als die Bodenoberfläche und um 2 bis 3 Stunden früher als der Boden in 10 cm Tiefe Temperaturen über 0°C, die Blätter von *Festuca halleri* erwärmten sich am Südstandort am 20., 21. und 22. Oktober 1968 einige Stunden lang auf 15° bis 20°C zu einer Zeit, als der Boden noch teilweise oder durchgehend gefroren war (Abb. 4 und 7). Erst am späteren Vormittag taute der Boden von unten

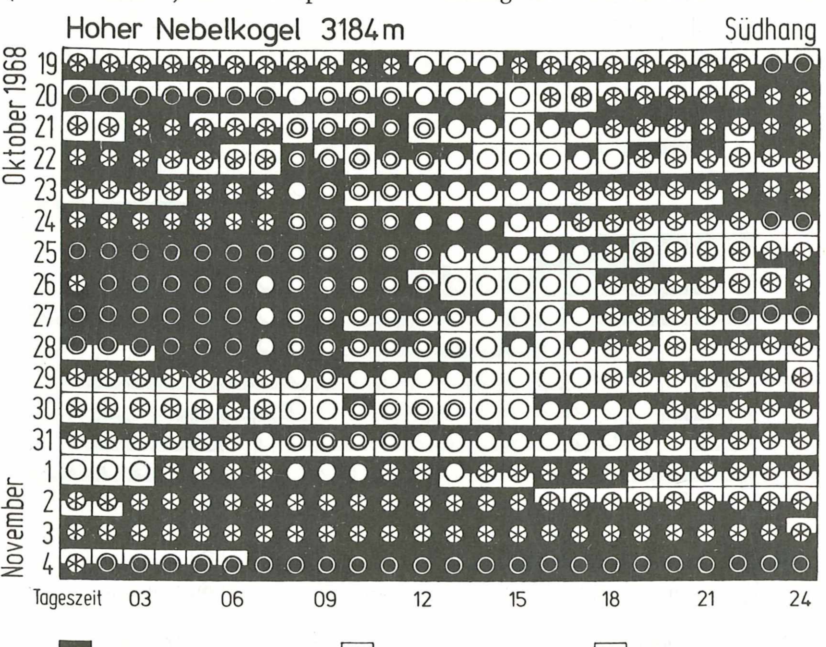


Abb. 7: *Blatt- und Wurzelraumtemperaturen am Südhang im Zeitraum 19. Oktober bis 4. November 1968.* Nach Registrierungen von W. Moser.

her auf, und erst am Nachmittag war er vollkommen eisfrei. Am Abend kühlten sich die Blätter früher ab als der Boden, der bis in die Nacht hinein Wärme speicherte.

3.3. Schneebedeckungsdauer

Im Bereich des Hohen Nebelkogels wechselte die Ausdehnung schneefreier Stellen während der Sommermonate im Verlauf der zehn Jahre 1965–1975 zwischen rund 8 % bis rund 80 % des Versuchsgeländes. Durchschnittlich wurden während der Vegetationsperiode nur 60 % der Fläche schneefrei. Die größte Ausdehnung erfuhr das schneefreie Gebiet 1971, das Versuchsgebiet aperte aber nie vollständig aus wie in den fünfziger Jahren.

Lange Schneebedeckung bedeutet für die Pflanzen Lichtmangel, der zum entscheidenden Minimumfaktor für Stoffproduktion, Wachstum und reproduktive Entwicklung werden kann. *Ranunculus glacialis* überlebt 33 Monate durchgehende Schneebedeckung, 45 Monate Schneebedeckung führen zum Absterben aller beobachteten Gefäßpflanzen und Moose (Moser 1968). Seit Herbst 1965 sind zahlreiche Pflanzen auf dem Hohen Nebelkogel bis heute nicht ausgeapert.

4. Vegetationsablauf und Dauer der Vegetationszeit

Der Vegetationsablauf von Sproßpflanzen und die Dauer der Vegetationsperiode auf dem Hohen Nebelkogel und auf Vergleichsstandorten der nivalen Stufe im Bereich der Stubaier und Ötztaler Alpen wurde seit 1965/1966 durch W. Moser, W Brzoska und K. Zachhuber laufend notiert. Phänologische Beobachtungen wurden von W Moser schon vor Beginn des Internationalen Biologischen Programms bei regelmäßigen Begehungen des Schrankogelgebietes seit 1963 durchgeführt (Moser 1965, Winkler und Moser 1967).

Der Beginn der Vegetationstätigkeit fällt im Hochgebirge mit dem Zeitpunkt der *Frühjahrsschneeschmelze* zusammen. Wenige Tage nach dem Ausapern machen sich bei den Blütenpflanzen sogleich Wachstumsvorgänge wie Knospenaustrieb, Blattenentfaltung, Wurzelwachstum und Hervortreten von Blütenknospen bemerkbar. Je nach Höhe der Winterschneedecke, nach Strahlungs- und Windexponiertheit des Geländes, kleinklimatischen Besonderheiten und insbesondere je nach Witterungscharakter im Spätwinter und Frühjahr apern die Pflanzen der Nivalstufe im Bereich der Stubaier und Ötztaler Alpen in der Regel zwischen Mai und Juli aus. In der Höhenstufe 2600–3200 m MH wurden die

meisten Blütenpflanzen im Jahr 1963 anfangs Juli, 1964 Mitte Juni, 1965 Ende Juni bis Anfang Juli, 1966 Anfang August, 1967 Ende Mai bis Anfang Juni, 1968 Ende Juni, 1969 Ende Juni, 1970 Anfang Juli, 1971 Ende Mai bis Anfang Juni und 1972 Ende Juni bis Anfang Juli schneefrei (Moser 1965, 1967; Zachhuber 1969, 1975).

Saxifraga oppositifolia blüht und fruchtet als erste unter den Phanerogamen der Nivalstufe: Sofort nach dem Ausapern öffnen sich die Blüten, das vegetative Wachstum setzt nachher ein. Die zeitliche Vorverlegung der reproduktiven gegenüber der vegetativen Entwicklung ist für *Saxifraga oppositifolia* auf schneereichen Standorten mit kurzer Vegetationszeit vorteilhaft. Dank der beachtlichen Kälteresistenz der Blüten dieses Steinbrechs (ernstliche Frostschädigung erst ab –10° bis –15°C; Kainmüller 1974) kann die reproduktive Phase so früh anlaufen, daß die Ausreifung der Samen zunächst sichergestellt ist. Die frostempfindlichen Neutriebe (Halbschaden bei –6° bis –8°C) wachsen hingegen erst aus, wenn die Frostgefährdung geringer ist (vgl. Kainmüller 1975). Die ausgereiften, grün überwinternden Triebe sind wieder frosthärter und können bis spät in den Herbst produktionsgünstige Witterung ausnützen.

Die übrigen Blütenpflanzen der Nivalstufe bilden zuerst ihr vegetatives Sproßsystem (z. B. *Cerastium uniflorum* und *Minuartia sedoides*) oder wenigstens einige Blattfolgen aus (z. B. *Ranunculus glacialis* und *Primula glutinosa*). Dementsprechend tritt die Vollblüte erst im Hochsommer (August) oder anfangs Juli auf (Abb. 8). Die Fruchtreife setzt 3 bis 5 Wochen später ein.

Die *Laubausbildung* wurde phänometrisch von Brzoska (1969) bestimmt. Als Maß für die Belaubungsdichte wird die „Assimilationsflächenausbildung" (AF) angegeben, d. i. das Verhältnis der Oberfläche aller Blätter (dm_1^2) bezogen auf die von den jeweiligen Pflanzen bedeckte Grundfläche (dm^2). Die Assimilationsflächenausbildung darf nicht mit dem Blattflächenindex (LAI) verwechselt werden; der LAI bezeichnet stets das Verhältnis zwischen der Blattflächensumme der Pflanzen eines Bestandes zur Grundfläche dieses Bestandes bei örtlich gegebenem Deckungsgrad. Der LAI berücksichtigt also neben der AF auch den Deckungsgrad der Pflanzen im Gelände. Wie Abbildung 8 zeigt, ist die Belaubungsdichte bei allen untersuchten Arten Ende Juli bis Anfang August maximal, bei den meisten Arten ist das Laub schon in der ersten Julidekade weitgehend ausgebildet.

Die *Ausdifferenzierung des neuzuwachsenden Xylems* im Rhizom beginnt nach histologischen Befunden von Zachhuber (1975) bei den hochalpinen Primeln und bei *Saxifraga bryoides* Anfang Juni. Bei *Saxifraga oppositifolia* ist der Beginn des Xylemwachstums schwer

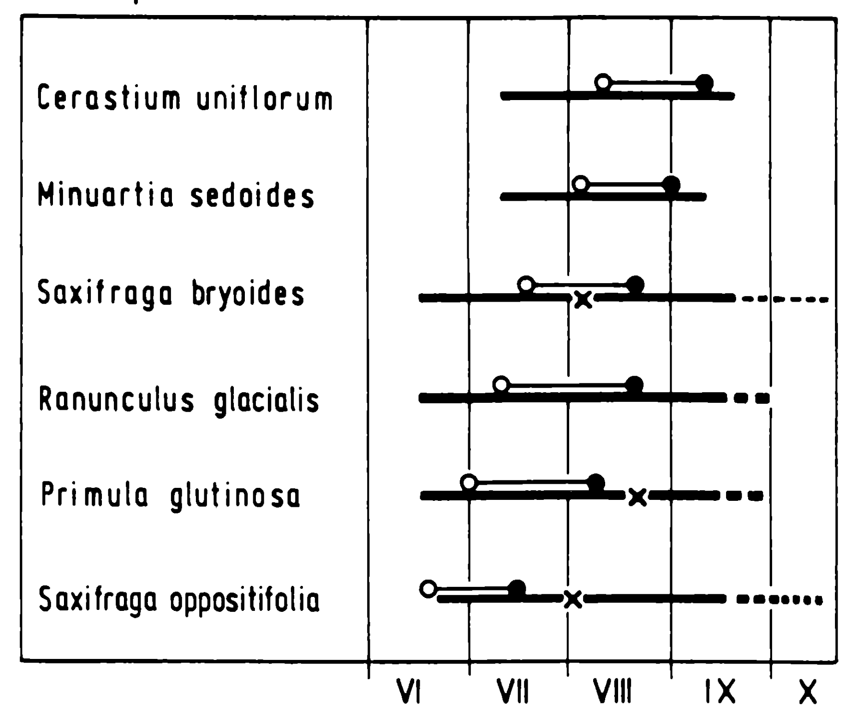


Abb. 8: *Durchschnittlicher zeitlicher Ablauf vegetativer* (dicke Linie) *und reproduktiver Vorgänge* (dünne Linie) bei Hochgebirgspflanzen in günstigen Jahren. Als Wachstumsphase ist der Zeitraum vom Austrieb neuer Blätter bis zum Einziehen angegeben; grün überwinternde Arten sind durch strichlierte Fortsetzung der dicken Linie gekennzeichnet. Nach Angaben bei Moser (1965, 1967, 1968, 1970 a), Brzoska (1969) und Zachhuber (1969, 1975).

faßbar. Ende Juli bis Mitte August ist der Jahreszuwachs bei allen Arten verholzt und damit auch das Dickenwachstum im wesentlichen abgeschlossen.

Die *Vegetationsperiode* (Belaubungsperiode) wird durch Einziehen der Blätter oder Ausbildung einer Winterschneedecke je nach Standort und Witterungscharakter zwischen Anfang und Ende September beendet, sie dauert also etwa drei Monate. Die produktionsgünstige Zeit *(Produktionsperiode)* ist hingegen kürzer: Nach Abzug der Zahl der Tage mit

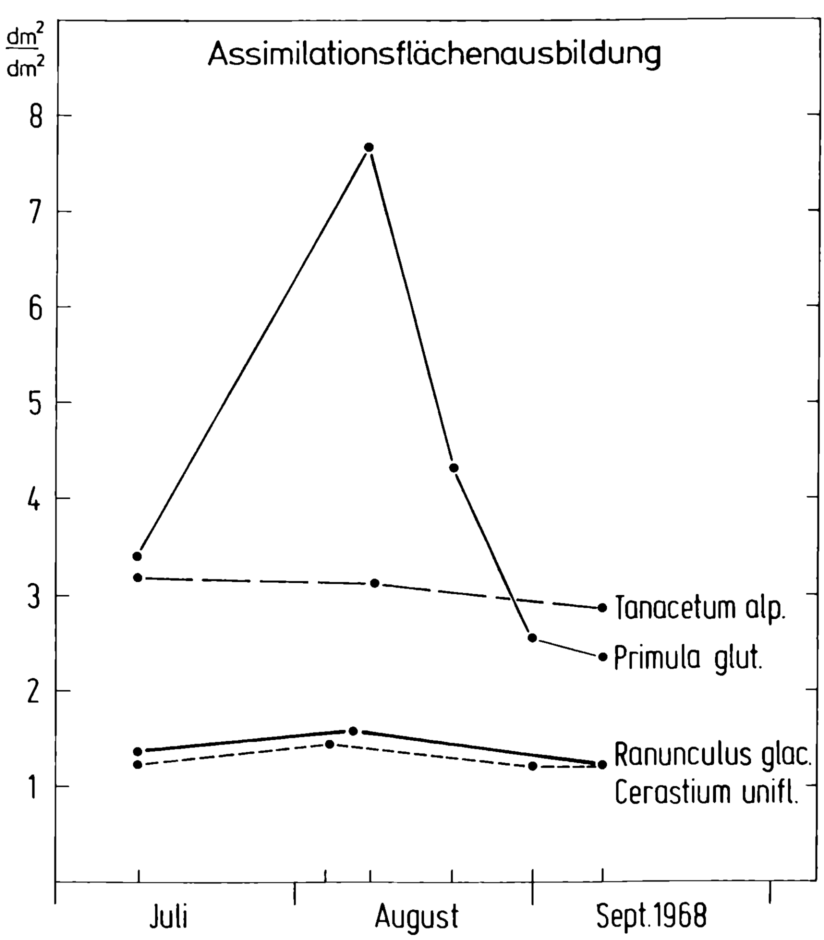


Abb. 9: *Assimilationsflächenausbildung* bei Blütenpflanzen der Nivalstufe während der Vegetationsperiode 1968 (nach BRZOSKA 1969).

Frost oder Schneedecke während der Vegetationszeit standen den Blütenpflanzen der Nivalstufe im Beobachtungszeitraum durchschnittlich 60 Tage zur Verfügung, an denen nennenswerter Stoffgewinn und Zuwachs möglich war. In den schneearmen und relativ warmen Sommern 1964 und 1967 waren es rund 70 Tage, in den kühleren und schneereicheren Sommern 1965 und 1968 nur 30–40 Tage. Im Versuchsgelände auf dem Hohen Nebelkogel konnte auch der große Standorteinfluß

auf die Dauer der Produktionsperiode erfaßt werden: Auf dem Grat betrug die Produktionszeit für *Ranunculus glacialis* im Jahr 1968 rund 100 Tage (von Ende Mai bis Anfang September durchgehend), auf Standorten mit häufiger und mächtiger Schneebedeckung standen den Pflanzen dagegen nur 15–20 Tage für Stoffproduktion und Wachstum zur Verfügung (MOSER 1970).

6. Produktionsökologie der Nivalpflanzen

5.1. CO_2-Gaswechsel

Die Temperatur- und Lichtabhängigkeit des Nettophotosynthesevermögens von *Ranunculus glacialis* ist in Abb. 10 dargestellt. Die

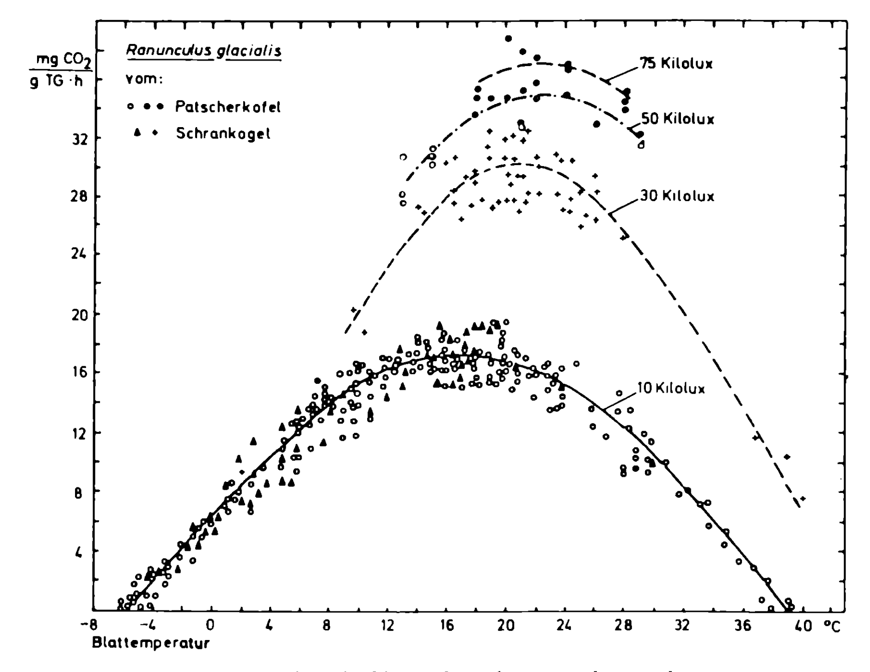


Abb. 10: *Temperatur- und Lichtabhängigkeit des Nettophotosynthesevermögens von Ranunculus glacialis.* Die Messungen wurden im Laboratorium an eingetopften Pflanzen ausgeführt, die im Gebiet des Schrankogels (2700 m bis 3100 m MH) entnommen oder im Alpengarten auf dem Patscherkofel bei Innsbruck (2000 m MH) vorkultiviert worden sind. Nach MOSER (1965).

Analyse der physiologischen Reaktionsnorm des Gletscherhahnenfußes wurde im Laboratorium durchgeführt und ergab folgende Charakteristik (MOSER 1965, 1969, 1970):

Das Leistungsvermögen der Photosynthese beträgt *unter optimalen Bedingungen* 15–17 mg $CO_2.dm^{-2}.h^{-1}$ (35–40 mg $CO_2.g^{-1}.h^{-1}$, bezogen auf die Trockensubstanz der Blätter). Dadurch und durch den hohen Strahlungsbedarf für die Lichtsättigung der Photosynthese (über 75 klx) erweist sich *Ranunculus glacialis* als Heliophyt; der Sonnenblattcharakter ist außerdem anatomisch und am Feinbau der Mesophyllzellen, insbesondere der Chloroplasten erkennbar (LÜTZ und MOSER 1976). Die Atmungsaktivität im Dunkeln (rund 3 mg $CO_2.g^{-1}.h^{-1}$ bei 20°C) ist hingegen für eine Sonnenpflanze eher niedrig. Die Temperaturabhängigkeitskurve des Nettophotosynthesevermögens von *Ranunculus glacialis* zeigt ein breites Temperaturoptimum zwischen etwa 12° (bei Schwachlicht) und 28°C (bei Starklicht). Eine CO_2-Aufnahme ist zwischen –7°C und +38°C möglich (MOSER 1965, LARCHER und WAGNER 1976).

Die Laboratoriumsbefunde stimmen gut mit den Meßergebnissen *am nivalen Standort* überein: Während der Höchstleistungsperiode Ende Juli und Anfang August erreicht *Ranunculus glacialis* auf dem Hohen Nebelkogel maximale Nettophotosynthese im Starklicht über 70 klx bei 18–25°C (Tab. 5, Abb. 11). Allerdings waren die höchsten auf dem natürlichen Standort gemessenen Photosyntheseintensitäten um etwa ein Drittel niedriger als die Maximalbeträge unter Laboratoriumsbedingungen. Das breite Temperaturoptimum und die ziemlich gute Funktionsfähigkeit der Photosynthese bei schwachem Licht und niedri-

Tabelle 5: Kältegrenze, Optimumtemperatur, optimale Beleuchtungsstärken und maximale Photosyntheseraten von Nivalpflanzen auf ihrem natürlichen Standort. Nach Messungen von W MOSER.

Pflanze	Kältegrenze der CO_2-Aufnahme	Temperaturoptimum der Nettophotosynthese	Beleuchtungsoptimum	Maximale Intensität der Nettophotosynthese *mg $CO_2.g^{-1}TG.h^{-1}$*
Cerastium uniflorum	–5°C	15–20°C	30 klx	*35*
Ranunculus glacialis	–6°C	18–25°C	60–70 klx	*20–26*
Saxifraga bryoides	–5°C	10–15°C	30–40 klx	*10*
Saxifraga moschata	–5°C	10–15°C	30–40 klx	*12–15*
Tanacetum alpinum	–6°C	20–30°C	90–100 klx	*20*

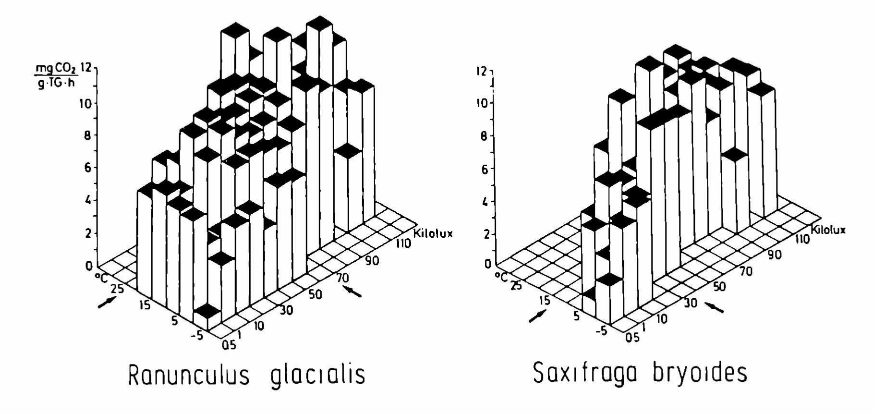


Abb. 11: Durchschnittliche Stundenleistung der Nettophotosynthese von *Ranunculus glacialis* (links) und *Saxifraga bryoides* (rechts) am natürlichen Standort in Abhängigkeit von Beleuchtungsstärke und Temperatur. Die Pfeile kennzeichnen den Bereich des größten Leistungsvermögens. Nach MOSER (1973).

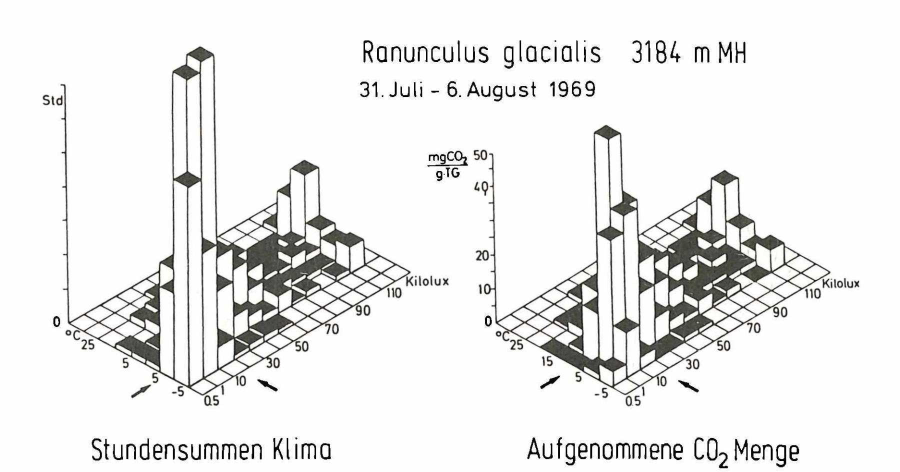


Abb. 12: CO2Mengen *(rechts)*, die von *Ranunculus glacialis* bei den auf dem natürlichen Standort auftretenden Kombinationen von Beleuchtungsstärke und Temperatur *(links)* im Zeitraum 31. Juli bis 6. August 1969 auf dem Hohen Nebelkogel aufgenommen wurden. Die Pfeile kennzeichnen den ergiebigsten Bereich und die häufigste Kombination von Licht und Temperatur. Nach MOSER (1973).

gen Temperaturen zwischen 0° und +5°C machen es möglich, daß auch die vielen Tagesstunden mit ungünstigen Bedingungen für die CO_2-Aufnahme ausgenützt werden können (Abb. 12). Nachtfrost beeinträchtigt das Anspringen der Photosynthese nach Sonnenaufgang kaum (Abb. 13). Andererseits ist auch die kräftige Erwärmung der Blätter bei starker

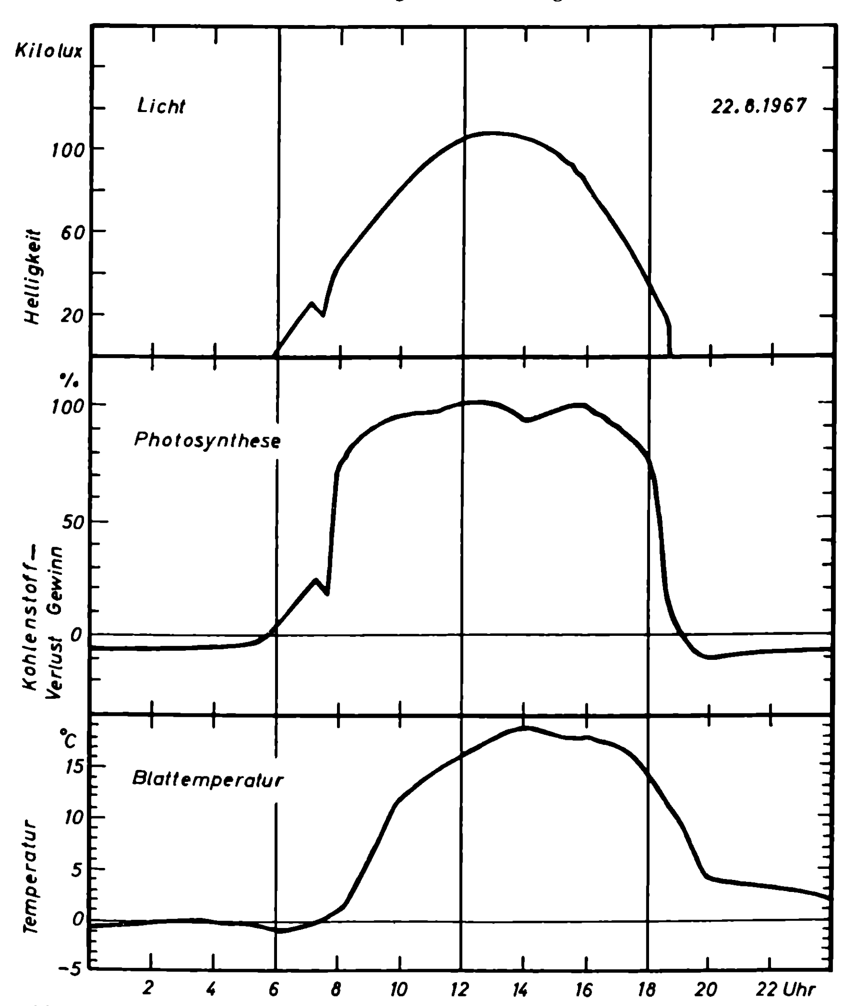


Abb. 13: Typischer Tagesgang des CO_2-Gaswechsels von *Ranunculus glacialis* auf dem Hohen Nebelkogel an einem Schönwettertag nach mäßigem Nachtfrost. Nach MOSER (1968).